

回放雄虫第二种鸣声对稻褐飞虱生殖过程的抑制作用*

傅 强 张志涛 陈 伟

唐晓清

(中国水稻研究所, 杭州 310006)

(南京农业大学, 南京 210095)

摘要 结果表明: 1. 回放稻褐飞虱雄虫第二种鸣声(SMVS) 1~12 h可以显著降低雌雄虫的成功交配率, 而回放SMVS 24 h则对此无明显影响; 2. 回放SMVS对交配率的影响主要在于对试虫相遇前的求偶过程, 表现为雌虫鸣叫率显著下降, 对雄虫求偶声(FMVS)的反应延迟; 雄虫对雌虫求偶声(FVS)的反应程度有所降低; 雌雄虫的相遇前期显著延长; 3. 回放SMVS不影响交配试虫的授精率和产卵量, 但影响授精的质量, 表现在精包明显变小, 卵的发育率下降。

关键词 稻褐飞虱, 声行为, 雄虫第二种鸣声, 生殖, 抑制作用

稻褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 雌雄成虫均能由摩擦发声器发出由固体介质传播的声信号, 用于求偶及交配行为中个体间的联系。其中, 雌虫只能发出一种鸣声, 雄虫则能发出两种鸣声^[1~4]。现已明确: 雌虫鸣声(Female Vibrational Signal, FVS)与雄虫第一种鸣声(First Male Vibrational Signal, FMVS)是求偶信号, 起着联络和识别同种异性个体、刺激性兴奋及为雄虫寻觅雌虫导向的作用, 在求偶和交配过程中具有重要意义^[1~3]。而以往对雄虫第二种鸣声(Second Male Vibrational Signal, SMVS)的研究较少, Ichikawa等^[4]和张志涛等^[1]初步肯定SMVS与虫口密度有关。傅强等^[5, 6]则进一步明确SMVS是2头或2头以上雄虫共栖一处的产物, 属种内生殖竞争信号; 具SMVS行为的雄虫在交配中占优势, 回放SMVS亦能显著降低交配率, SMVS对求偶、交配具有明显的抑制作用。但迄今尚缺乏对SMVS生殖过程抑制作用的系统了解。

为此, 本文通过回放SMVS录音研究其对求偶、交配过程中系列行为及交配后雌虫产卵与卵发育的影响, 以期明确SMVS对稻褐飞虱生殖过程的抑制作用。

1 材料和方法

供试稻褐飞虱 *N. lugens* 取自中国水稻研究所养虫室。每日吸取初羽化成虫(<24 h), 雌、雄分开饲养4~6天, 备用。饲虫笼罩用无毒透明塑料膜制成(直径和高度分别为8.4 cm和27.0 cm); 饲虫及实验用稻苗均为感虫品种台中在来一号(TN1), 苗龄40~70天。

鸣声监听及回放装置参照张志涛等^[1, 7]及傅强等^[5]的方法。

* 国家自然科学基金资助项目

1997-05-19收稿, 1997-12-22收修改稿

1.1 回放持续时间对交配率及精包大小的影响

实验时，每笼先加入 5 头未交配雌虫，静置 5 min 待其爬上稻秆后播放 SMVS，再加入 5 头雄虫（长、短翅型比均为 2:3），1 h、4 h、12 h 及 24 h 后，雌虫用乙醚麻醉，于体视镜下沿产卵器拉开腹部，查精包的有无，并用目镜标尺（最小刻度为 0.1 mm）量取其长、短轴的大小（体视镜下精包近似于椭球形）。试虫的成功交配率等于每笼有精包雌虫的比例；精包大小则以“长轴×短轴”为指标进行比较。实验中另设置每笼仅放入 1 对试虫、播放 SMVS 1 h 的处理。均以不播放录音为对照。

1.2 回放 SMVS 对雌雄成虫声反应特征的影响

取单头未交配雌虫或雄虫于观察笼中，同时播放 SMVS 和异性求偶鸣声两种录音，以仅播放异性求偶声为对照，观察 5 min 内试虫对异性求偶声的反应。

1.3 回放 SMVS 对雌雄求偶、交配系列行为及卵的发育的影响

每笼放入 1 对试虫，监听和观察回放 SMVS 30 min 内试虫的求偶、交配行为，之后取交配过的雌虫单头放入大试管（直径 2 cm，长 20 cm，内置无卵 TN1 一株）中，每隔 3~4 天换苗，5 天后查卵量及卵的发育情况；其余的雌虫则解剖查精包，以确证交配情况。据卵的发育及精包的有无计算交配率。以不播放录音作对照。

全部实验均在室内进行，自然光照，温度为 27~30℃。文中统计结果“ $x \pm y$ ”均指“平均值±标准误”。

2 结果与分析

2.1 回放持续时间对成功交配率的影响

结果表明（表 1），回放 SMVS 1 h、4 h、12 h，试虫交配率显著低于对照，但交配率随时间的延长逐渐增加。而对照组交配率除 1 h 试虫略低外，其余均稳定在 90% 左右。至 24 h，处理组交配率接近对照。

表 1 不同回放持续时间下试虫（5 对/笼）的成功交配率（%）*

Table 1 The copulatory rate (%) of *N. lugens* (5 pairs per cage) for different durations of playing back SMVS*

处理 Treatment	1 h	4 h	12 h	24 h
回放 SMVS	43.3 ± 5.4 a	48.3 ± 8.3 a	66.8 ± 4.0 a	81.7 ± 5.2 a
Playback of SMVS				
对照 Control	80.0 ± 4.9 b	90.0 ± 3.9 b	89.1 ± 3.2 b	91.7 ± 3.0 a
No playback of SMVS				

* “平均值 ± 标准误”后相同英文字母示经 *t* 测验差异不显著 ($n = 12, P > 0.05$)
“Means ± S.E.s” within columns followed by the same letter are not significantly different by *t*-test ($n = 12, P > 0.05$)

2.2 SMVS 对雌雄虫声反应的影响

同时回放 SMVS 和雄虫求偶声 (FMVS)，78.9% (30:38) 的雌虫有鸣叫反应，与对照的 86.8% (33:38) 接近；但处理组的开始反应时间为 $(68.3 \pm 10.7)_s$ ($n = 30$)，明显迟于对照

的 $(24.0 \pm 7.1)_s$ ($n=33$)。其中, 处理组开始反应时间长于100 s 的试虫占 40%, 显著高于对照组的 6.1%。

同时回放 SMVS 和雌虫求偶声 (FVS), 60.8% (31:51) 的雄虫对 FVS 有反应, 与对照的 73.9% (34:46) 无显著差异; 试虫的开始反应时间亦接近, 分别为 $(59.5 \pm 11.4)_s$ ($n=31$) 和 $(59.2 \pm 11.9)_s$ ($n=34$)。但受 SMVS 的刺激, 雄虫鸣叫及搜寻雌虫的活跃程度有所降低。此外, SMVS 似能激发雄虫发出 SMVS, 实验中, 处理组有 19.6% (10:51) 的雄虫发出 SMVS, 明显高于对照的 2.2% (1:46)。

2.3 回放 SMVS 对雌雄成虫求偶与交配系列行为的影响

回放 SMVS 30 min 可以显著降低配对试虫的成功交配率 (图 1)。在“求偶鸣叫→声反应 (包括雄虫寻找雌虫)→交配→授精”系列过程中, 处理与对照间只有试虫的鸣叫率存在显著差异, 其它各后续行为出现的比率均无明显差异。就有交配行为的试虫的授精情况而言, 处理组与对照组试虫分别仅 34.9% 和 34.0% 的交配成功地授精。实验中观察到, 有的试虫虽表现出 10 多次交配行为 (持续数秒至数十秒), 但雌虫交配囊中仍无精包。将有交配行为的试虫中无精包试虫数与有精包试虫数相比亦不难发现, 处理组为 8:23 ($=0.35$), 对照组为 13:35 ($=0.37$), 二者十分接近。

从各行行为出现的迟早来看, 处理组试虫的相遇前期、相遇至首次表现交配行为的时间分别是 $(836.4 \pm 77.9)_s$ ($n=37$) 和 $(114.9 \pm 31.4)_s$ ($n=32$), 对照组试虫分别为 $(661.0 \pm 56.9)_s$ ($n=55$) 和 $(177.4 \pm 36.3)_s$ ($n=46$), 仅相遇前期差异显著。

SMVS 对交配持续时间的影响不大, 处理组与对照组分别为 $(73.3 \pm 5.6)_s$ ($n=32$) 和 $(82.5 \pm 3.8)_s$ ($n=46$)。

综合以上结果, SMVS 对雌雄虫成功交配率的影响主要在于雌雄虫相遇前的求偶阶段。

2.4 回放 SMVS 对精包大小的影响

以精包的平均大小为指标 (表 2), 对每笼 1 对配置的试虫回放 SMVS 1 h, 处理组精包显著小于对照组; 但对每笼 5 对配置的试虫则不同: 若取全部精包计算平均值, 仅 12 h 和 24 h 试虫与每笼 1 对的结果相似, 而 1 h、4 h 试虫却不同, 其中 1 h 处理的试虫甚至结果相反; 然而, 若以每笼中最大的精包进行计算, 结果与每笼 1 对相似, 各处理均小于相应对照。

分析每笼 5 对配置的四组试虫, 从 1 h 到 24 h, 就全部精包的平均值而言, 处理组依次

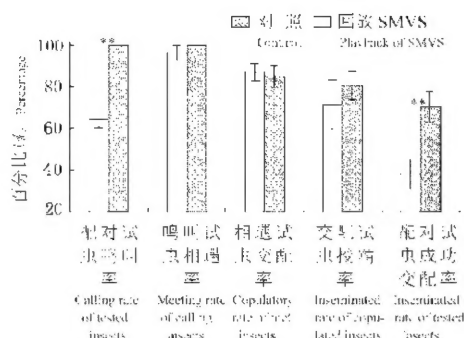


图 1 回放 SMVS 对稻褐飞虱 *N. lugens* 成虫求偶与交配行为的影响

* * 示处理与对照间经 t 测验差异极显著 ($n=9$, $P<0.01$)

(图中方柱上端“|”示“平均值±标准误”)

Fig.1 Effects of SMVS on the courtship and copulation behavior of *N. lugens*

* * shows significant difference between treated and untreated insects by t -test ($n=9$, $P<0.01$) (“|” showed “mean ± standard error”)

递减，其中 1 h 和 4 h 试虫与每笼 1 对组试虫接近，显著大于 12 h、24 h 试虫；各对照组则无明显变化，且都明显小于每笼 1 对试虫。从每笼最大精包的平均值来说，各处理间随时间变化无明显差异，并与每笼 1 对试虫的处理组接近；各对照间亦然。

将精包分成 $<0.075\text{ mm}^2$ 、 $0.075\sim0.100\text{ mm}^2$ 及 $>0.100\text{ mm}^2$ 等三个大小不同的区间，结果如图 2 所示。各处理组大精包($>0.100\text{ mm}^2$)的比例均小于相应对照组；而小精包($<0.075\text{ mm}^2$)的比例则不同，其中，每笼 1 对试虫与每笼 5 对 12 h、24 h 处理的试虫结果相同，处理组小精包比例高于相应对照组，而每笼 5 对 1 h、4 h 处理的试虫则以对照组的小精包比例高。值得注意的是，对每笼 5 对试虫，从 1 h 到 24 h，各处理组小精包的比例依次递增。

可以认为，回放 SMVS 使精包明显变小。每笼 5 对试虫处理 1 h、4 h 得到的结果似不同，则可能是处理组与对照组交配进程不同所引起。

表 2 回放 SMVS 对稻褐飞虱 *N. lugens* 精包大小的影响 (单位: 0.01 mm^2)
Table 2 Effect of playing back SMVS on the relative size of spermatophores
in *N. lugens* (unit: 0.01 mm^2)

处理 Treatment	按全部精包计算 Analysed with all the spermatophores		仅取每笼最大精包计算 Analysed with the largest spermatophores	
	处理组	对照组	处理组	对照组
	Insects treated	Insects untreated	Insects treated	Insects untreated
1 对/笼, 1 h 1 pair/cage, 1 h	7.1 0.3 b (n=61)	8.1 0.3 a (n=67)	7.1 0.3 b (n=61)	8.1 0.3 a (n=67)
5 对/笼, 1 h 5 pairs/cage, 1 h	7.2 0.4 a (n=25)	5.6 0.5 b (n=42)	7.4 0.4 a* (n=12)	8.3 0.4 a* (n=12)
5 对/笼, 4 h 5 pairs/cage, 4 h	7.0 0.4 a (n=29)	6.3 0.4 a (n=50)	7.5 0.3 a* (n=11)	8.3 0.4 a* (n=12)
5 对/笼, 12 h 5 pairs/cage, 12 h	5.0 0.3 b (n=35)	5.9 0.3 a (n=42)	7.0 0.5 b (n=11)	8.6 0.5 a (n=11)
5 对/笼, 24 h 5 pairs/cage, 24 h	4.8 0.3 b (n=43)	5.8 0.3 a (n=48)	7.4 0.5 a* (n=12)	8.4 0.4 a* (n=12)

注：相同英文字母（同一指标的处理与对照间）示经 t 测验无显著差异 ($P>0.05$)，但 * 表示在显著水平 0.15 时差异显著

Note: The same letter showed no significant difference between treated and untreated insects at the 5% level by t -test, but * showed significant difference at the 15% level

2.5 回放 SMVS 对雌虫产卵及卵发育的影响

处理组与对照组中，干扰后 8 天仍然存活的雌虫各有 15 头。结果表明，回放 SMVS 对雌虫的产卵量没有明显影响，对照组与处理组平均每雌产卵分别为 (257.0 ± 37.9) 粒和 (301.3 ± 37.5) 粒；但对卵的发育率则影响明显，处理组交配过的雌虫所产卵的发育率为 $(80.8\pm3.9)\%$ ，显著低于对照的 $(92.6\pm3.1)\%$ 。从不同产卵时期来看（图 3），各时期均以处理组发育率为低，且随时间的推移，处理与对照间发育率差值有增大的趋势，似表明 SMVS 使雌虫后期所产卵的发育率趋低。

回放 SMVS 对雌虫寿命、每雌所产卵块数、每块卵粒数等均无明显影响。

3 讨论

在昆虫的种内竞争中，部分个体可以借特定的声信号占有竞争优势。以往对同翅目昆虫，特别是对以固传声（振动）信号为通讯媒介的小型头喙亚目昆虫的相关研究甚少^[8]。在阐明褐飞虱雄虫第二种鸣声（SMVS）生殖竞争意义的基础上，本研究从 SMVS 对生殖过程的抑制作用着手，进一步明确了 SMVS 在生殖竞争中的重要意义。

（1）发出 SMVS 的雄虫在最终与雌虫的交配中占据优势^[5]。本研究进一步发现，SMVS 不仅在一定时间内显著降低了雌雄试虫的成功交配率，还影响到授精的质量。二者的共同结果是，发出 SMVS 的雄虫产生的后代较多，这是一种种内生生殖竞争机制。鉴于 SMVS 行为在虫口密度较高时较为频繁^[1,4,5]，该机制可能随虫口密度的增加更加明显。如果 SMVS 行为和雄虫的生活力有关（发出 SMVS 的雄虫生活力较强），则 SMVS 行为使优良基因传给下一代的可能性较大，这种优胜劣汰机制有利于种的繁衍。

（2）多对试虫同置一笼，因其中部分雄虫可以发出 SMVS，同笼个体间存在竞争。而 SMVS 雄虫在交配中占据绝对优势^[5]，每笼中最先与雌虫交配的最有可能是 SMVS 雄虫，随后的交配则有两种可能：①其它雄虫受 SMVS 雄虫的抑制而推迟交配，且精包变小；②SMVS 雄虫除在第一次交配中处于优势之外，还在第 2 次、第 3 次交配中优先于其它雄虫，SMVS 雄虫连续多次交配中精包逐次变小。本研究中，5 对笼试虫各对照的全部精包平均值明显小于每笼 1 对试虫的对照，主要原因即在于此。

（3）回放 SMVS 对雌雄虫的交配有明显的抑制作用，且受虫口密度、虫龄的影响较小^[5,6]，本研究还发现受干扰试虫授精的质量降低；但 SMVS 对交配率的影响只在回放时间为 1~12 h 时才显著，持续至 24 h 则不明显，同时，卵的发育率仅下降 11.8%。看来，能

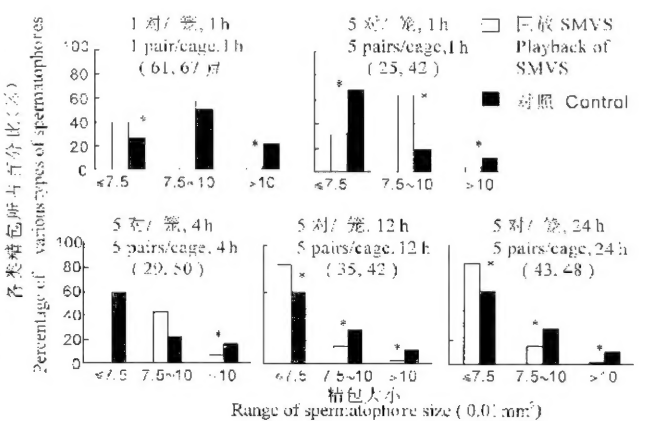


图2 回放 SMVS 对稻褐飞虱 *N. lugens* 精包大小的影响
* 示处理与对照间经 *t* 测验差异显著 ($P < 0.05$)
括号中数字分别为处理与对照的总精包数
Fig.2 Effects of playing back SMVS on the size of spermatophore in *N. lugens*
* shows significant difference between treated and untreated insects by *t*-test ($P < 0.05$)
#: Digits in “()” represent the number of spermatophores in treated and untreated insects, respectively

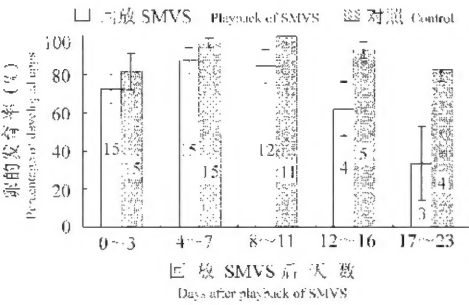


图3 回放 SMVS 后稻褐飞虱 *N. lugens* 不同时期所产卵的发育情况
(方柱上端“工”示“平均值 ± 标准误”，柱内数字为样本重复数)
Fig.3 Egg development of *N. lugens* in different periods after playing back SMVS
(“工” showed “mean ± standard error”. Digits in columns represented the number of replications)

否将 SMVS 应用于稻褐飞虱的田间防治, 尚需进一步研究。

致谢 徐香英同志参加部分工作, 谨致谢忱。

参 考 文 献 (References)

- 1 张志涛等, 褐稻虱求偶鸣声和交尾行为, 昆虫学报, 1991, 34: 257~265
- 2 Ichikawa T, Ishii S. Mating signal of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae): Vibration of the substrate. Appl. Entomol. Zool. 1974, 9: 196~198
- 3 Ichikawa T. Sexual communications of planthoppers. In: The Rice Brown Planthopper (Compiled by Food and Fertilizer Technology Center for the Asian and Pacific Region). August. 1977, 84~94. Agriculture Building, 14 Wen Chow Street, Taipei, Taiwan, China
- 4 Ichikawa T *et al.* Density-related change in male-male competitive behavior in the rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae). Appl. Entomol. Zool. 1982, 17: 439~452
- 5 傅 强, 陈 伟, 张志涛等, 稻褐飞虱雄虫第二种鸣声及其生殖竞争意义, 昆虫学报, 1997, 40: 254~260
- 6 Fu Qiang, Zhang Zhitao. Relationship between biological features and the SMVS's inhibitory effect on mating behavior of *Nilaparvata lugens* (Stål). CRRN, 1997, 5 (3): 3~4
- 7 张志涛, 陈伦裕, 昆虫振动信号监听、记录和重放技术, 昆虫知识, 1991, 28: 170~172
- 8 Claridge M F. Acoustic signals in the Homoptera: Behavior, Taxonomy and Evolution. Ann. Rev. Entomol. 1985, 30: 297~317

INHIBITION OF THE SECOND MALE VIBRATIONAL SIGNAL ON REPRODUCTION OF THE BROWN PLANTHOPPER, *NILAPARVATA LUGENS* (Stål)

Fu Qiang Zhang Zhitao Chen Wei

(China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006)

Tang Xiaoqing

(Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095)

Abstract Laboratory experiments employing playback of the recorded Second Male Vibrational Signal (SMVS) were designed here to clarify its underlying inhibition on the reproduction of *Nilaparvata lugens*, and the following results were obtained. (1) A substantial decrease of mating rate was observed at 1~12 h playback, but not at 24 h playback of SMVS. (2) In the stated reproduction inhibition, the normal active response to courtship signal from opposite sex was depressed greatly in female and slightly in male *N. lugens* tested. Additionally, much less frequent signal production was detected on the treated female, which inevitably became an obstacle to their meeting. (3) Though causing no obvious decrease of insemination rate in copulated *N. lugens* and the amount of oviposition, playback of SMVS surely gave rise to worse insemination quality, as indicated by smaller spermatophores and less well-developed eggs.

Key words *Nilaparvata lugens*, acoustic behavior, second male vibrational signal, reproduction, inhibition